Tome 68, nº 3 — Avril 1961

La position systématique de *Microtus middendorffi* Poliakov. Taxonomie et Cytologie

par

Robert MATTHEY
Laboratoire de Zoologie — Université de Lausanne

et

Klaus ZIMMERMANN
Institut für spezielle Zoologie und Zoologisches Museum
Humboldt-Universität, Berlin.

Avec 8 figures dans le texte.

SOMMAIRE

1. Einführung

Die holarktische Gattung *Microtus* umfasst nach den letzten Gesamt-Darstellung (Ellerman, 1941) 67 Arten. Für eine Gliederung in Unterarten und für eine Klärung der engeren Verwandtschaft zwischen palaearktischen und nearktischen Arten liegen bisher nur Teilergebnisse vor. Eine gute Zusammenfassung hierüber gibt S. Anderson (1959). Bei der relativ grossen morphologischen Einförmigkeit aller *Microtus*-Arten hat sich bisher kein

Einzel-Merkmal für eine Kennzeichnung von phylogenetisch einheitlichen Gruppen als brauchbar erwiesen, eine Überbewertung von Unterschieden und Gleichheiten im Molaren-Muster hat sogar in manchen Fällen, wie bei *M. middendorffi* Poliakov, zu falscher Gruppierung geführt, was hier gezeigt werden soll. Auch bei Berücksichtigung aller dem Systematiker zugänglichen Merkmale wie Schädel-Form, Molaren-Muster, relative Schwanzlänge, Vorhandensein und Lage der Seitendrüsen ist es zu falscher Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen gekommen: der palaearktische *M. agrestis* und der nearktische *M. pennsylvanicus* wurden auf Grund weitgehender morphologicher Übereinstimmung solange als artgleich angesehen, bis zytologische Untersuchung gezeigt hat, dass unterschiedliche Entwicklung der Chromosomen zu artlicher Differenzierung geführt hat (Matthey, 1952).

Nicht nur in diesem Falle hat sich die Auswertung zytogenetischer Befunde als wertvoll für taxonomische Fragestellungen erwiesen, grade für die Gattung *Microtus* verspricht die weitere Zusammenarbeit zwischen Taxonomie und vergleichender Zytogenetik die Möglichkeit einer Aufteilung in natürliche Untergattungen. Bisher sind die Chromosomen-Formeln von 20 *Microtus*-Arten (ohne *Pitymys*) bekannt. Diese kleine gemeinsame Studie soll ein weiterer Schritt in Richtung auf das erwähnte Ziel sein. Für die Zusendung eines Zuchtstammes *M. middendorffi* danken wir Herrn Prof. Dr. S. S. Schwarz, Swerlowsk, und für die leihweise Überlassung von Bälgen und Schädeln von *M. abbreviatus* Herrn Dr. S. B. Benson, Berkeley, California.

2. Beziehungen zu anderen Arten der Gattung *Microtus*

Die von S. J. Ognev (1950) gegebene Kennzeichnung: „*middendorffi* ist eine ziemlich grosse Wühlmaus, die der Gruppe *M. arvalis* (Pallas) nahesteht“ hatte zur Vermutung Anlass gegeben, es könnte sich ebenso wie bei der grossen Feldmaus der Orkney-Insels, *M. a. orcadensis* (Millais) um eine nördlich vom Hauptareal isolierte, reliktäre arvalis-Unterart handeln (Zimmermann, 1959). Da sich *middendorffi* in der Färbung kaum von *arvalis* unterscheidet, wirken die lebenden *middendorffi* auf den ersten Blick *arvalis*-ähnlicher als die grossen braunen Feldmäuse der Orkney-Inseln (Abb. 1). Aber bei Begegnungen zwischen *middendorffi* und *arvalis*

zeigten sich beide Partner sexuell vollkommen uninteressiert, ausserdem ergaben sich bei näherer Betrachtung auch äussere Unterschiede: der deutlich zweifarbige Schwanz von *middendorffi* ist extrem kurz, das Haarkleid ist dichter, die Haare sind seidiger und länger. So beträgt bei dem grösseren *M. a. orcadensis* im Winterhaar die Länge der Deckhaare auf dem Rücken etwa 13 mm, bei



Abb. 1.
Microtus middendorffi.
Erwachsenes Männchen im Sommerhaar.

middendorffi etwa 16 mm. Bedeutender ist ein weiterer Unterschied: auch alte *arvalis*-♂♂ haben keine Seitendrüsen, geschlechtsreife *middendorffi*-♂♂ dagegen haben ausgeprägte Seitendrüsen-Felder, und zwar markieren sich auf den Hüften, beiderseits nahe der Schwanzwurzel, haarlose Areale. Auf Abbildung 1 erscheint die Umgebung des rechten Hüftdrüsen-Feldes als schwarzer Fleck, weil in Seitenansicht das dunkle Unterhaar am Rande des nackten Areales freiliegt.

Auf das Vorhandensein und auf die Lage von Seitendrüsen-Feldern — auf den Flanken oder auf den Hüften — ist von euro-

päischen Autoren zu wenig geachtet worden, zum Beispiel haben wir erst durch S. ANDERSON, Kansas, (1959) gelernt, dass auch *M. oeconomus* (PALLAS) deutliche Hüftdrüsen hat. In Amerika dagegen ist das Merkmal Seitendrüsen seit langer Zeit als wertvolles Hilfmittel zur Kennzeichnung von Untergruppen der Gattung *Microtus* erkannt und benutzt worden (V. BAILEY, 1900).

Mit keiner palaearktischen Microtus-Art scheint *middendorffi* näher verwandt zu sein. *M. hyperboreus* ist zwar wie *middendorffi* in seiner Verbreitung auf Nordsibirien beschränkt, unterscheidet sich aber erheblich in Schädel-Merkmalen wie fehlende Cristenbildung und grosse *Bullae osseae.* Aber von den nearktischen Arten ist *M. abbreviatus* MILLER von den St. Matthäus- und Hall-Inseln in der Beringsee durch die gleiche Merkmals-Kombination wie *middendorfi* gekennzeichnet: Hüftdrüsen, extrem kurzer zweifärbiger Schwanz und Molaren-Muster vom *arvalis*-Typ. Eine *abbreviatus*-ähnliche *Microtus*-Art ist für Nord Amerika nicht bekannt. HALL und KELSON (1959) stellen *abbreviatus* auf die Autorität von NELSON (1931) hin in die Untergattung *Stenocranius*, aber das typische *Stenocranius*-Merkmal, die extrem schmale und gestreckte Schädelform, ist bei *abbreviatus* nicht vorhanden ! Dagegen stimmen *abbreviatus* und *middendorffi* in Körper-Massen, Färbung, Haar-Struktur und Haar-Länge ebenso weitgehend überein wie in Schädelform und im Molaren-Muster. Soweit das geringe zur Verfügung stehende *abbreviatus*-Material einen Vergleich ermöglicht, bestehen am Schädel folgende Unterschiede: der Schädel von *middendorffi* ist weniger gewölbt, die hintere Kante des Interparietale verläuft bei *middendorffi* gradlinig, bei *abbreviatus* bildet sie einen nach hinten vorspringenden stumpfen Winkel. Der obere **M**³ hat bei *middendorffi* 3 bis 4 geschlossene Schlingen, bei *abbreviatus* nur 2 bis 3. Keinem dieser Merkmale muss eine *species*-trennende Bedeutung beigemessen werden, zum Beispiel sind innerhalb der Art *M. arvalis* sowohl der *abbreviatus*- wie der *middendorffi*-Typ von **M**³ vertreten. Die Form der *Foramina incisiva* und *mandibulares* ist bei *abbreviatus* und *middendorffi* gleich.

Diese Befunde legen es nahe, *abbreviatus* als *subspecies* von *middendorffi* anzusehen, obwohl beider Areale weit auseinander liegen; *middendorffi* lebt in der nordsibirischen Tundra vom Ural bis zur Lena, *abbreviatus* nur auf 2 Inseln in der Bering-See. Nichts spricht

gegen die Vermutung, dass der Kälte-angepasste *middendorffi* im Pleistozän eine grössere Verbreitung hatte, und dass es sich bei dem rezenten Vorkommen auf den St. Matthäus und Hall Inseln um Relikt-Posten handelt [1]. Aber seit in der Microtinen-Systematik sich genetische Methoden als wichtige Hilfe erwiesen haben, erscheinen Umbewertungen auf der Species- und Subspecies-Ebene allein auf Grund morphologischer Merkmale nicht mehr angebracht. Es wird deshalb nur vorgeschlagen, *Microtus abbreviatus* in eine „*middendorffi*-Gruppe" zu stellen, und die Hoffnung ausgesprochen, dass bald lebende abbreviatus zu zytogenetischen und zu Kreuzungsversuchen zur Verfügung stehen.

3. Les chromosomes de *Microtus middendorffi*

Le nombre diploïde est égal à 50, les prométaphases (fig. 2) où les chromosomes sont largement dispersés permettant d'établir ce compte avec une certitude totale. La même figure 2 fait reconnaître immédiatement un couple de grands éléments (**a**) dont le bras court est encore suffisamment développé (rapport des bras 1/6) pour qu'on puisse les qualifier de submétacentriques. A ce stade, ce sont les chromosomes les plus caractéristiques du lot.

A la métaphase (fig. 3-5), on repère, outre les deux chromosomes **a**, 46 autosomes de taille assez régulièrement décroissante, tous acrocentriques à bras courts très peu développés. Un classement par paire d'éléments aussi homogènes ne pourrait être qu'arbitraire. Les chromosomes de la paire **a** mesurent alors 8 μ, les plus petits 1 μ environ.

L'identification des hétérochromosomes est relativement aisée, étant donné le caractère métacentrique (**X**) ou submétacentrique (**Y**) qu'ils sont seuls à présenter, abstraction faite des éléments de la paire **a**, immédiatement reconnaissables à leur taille. L'**X** a des bras égaux (fig. 4 et 5) ou légèrement inégaux (fig. 3); l'**Y**, nettement plus petit que l'**X**, est franchement asymétrique (rapport des bras: 2/5 à 3/8). La longueur totale de l'**X** est d'environ 4 μ, celle de l'**Y** 2,7 μ.

---

[1] Über die Verbreitung von *middendorffi* im Pleistozän ist leider nichts bekannt. Die Systematik der pleistozänen *Microtus*-Arten ist ganz auf Merkmale des Molaren-Musters aufgebaut, und danach kann *middendorffi* kaum von *arvalis* unterschieden werden.



Fig. 2-5.
Divisions diploïdes. Fig. 2: Prométaphase spermatogoniale. Fig. 3-5: Métaphases spermatogoniales. × 1.800.

Métaphases I (fig. 6-8) — vingt-cinq bivalents sont présents: d'entre les autotérades, il est aisé de reconnaître celle qui provient de l'appariement des chromosomes **a**. Le complexe sexuel a la forme générale d'un Σ et, à première vue, semble être formé de deux V identiques. Cependant, les figures les plus claires révèlent que la zone d'union ne correspond pas à l'angle formé par les deux

branches obliques du Σ mais qu'elle se place plus bas. Dans la figure 7, le bras court de l'**Y** est bien net alors qu'il est contracté dans les figures 6 et 8, contrairement au bras de l'**X** avec lequel il s'unit et qui apparaît étiré, ce chromosome perdant ainsi le caractère symétrique qu'il avait dans les divisions diploïdes. Les anaphases I démontrent que le complexe sexuel se divise préréductionnellement.

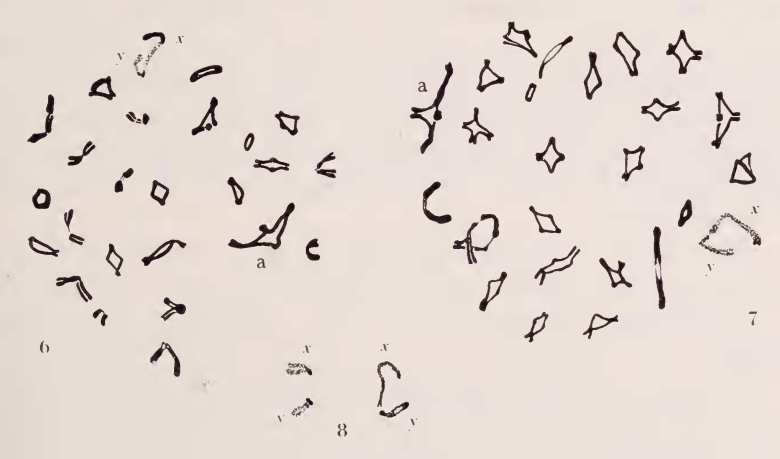


Fig. 6-8.

Métaphases I. Fig. 6-7: Métaphases I montrant 25 bivalents, dont le complexe sexuel, X-Y, et la tétrade formée par les grands autosomes *a*. — Fig. 8: l'X-Y au début de l'anaphase I. × 1.800.

4. Discussion et conclusions

De quelle aide ces observations cytologiques sont-elles, s'il s'agit de préciser la position taxonomique de *M. middendorffi* ?

J'ai montré (1957) que tous les genres de *Microtinae* considérés comme primitifs par les systématiciens *(Clethrionomys, Phenacomys, Dolomys)* étaient caractérisés par un nombre diploïde égal à 56 et par un **N. F.** (nombre fondamental) compris entre 56 et 58. Ceci implique un équipement chromosomique constitué presque uniquement d'éléments acrocentriques. Chez les *Ondatra*, 2**N** est égal à 54 (**N. F.** = 56), les mêmes valeurs se rencontrant chez les *Pedomys* qui peuvent être placés à la base de la dichotomie conduisant soit aux *Pitymys*, soit aux *Microtus*. Chez ces derniers, ces formules primitives se rencontrent encore *(M. californicus, irani,*

guentheri, *nivalis*, *richardsoni)*, *M. longicaudus* représentant un cas tout à fait particulier puisqu'il joint à un nombre diploïde de 56, la métacentrie d'une vingtaine d'éléments au moins, ce qui doit être attribué à des inversions péricentriques. Le mécanisme général des fusions centriques apparaît alors avec la réduction du nombre diploïde concomitante à la présence de grands **V**, ce qui assure la constance approximative du **N. F.**, chez *M. arvalis*, *incertus*, *orcadensis* (2**N** = 46), *mexicanus* (2**N** = 44), *montebelli* (2**N** = 31 ou 32, Oguma, 1937), *œconomus*, *kikuchii* (Makino, 1950). L'occurrence de processus autres que la fusion centrique, le plus général de tous, ressort, non seulement du cas de *M. longicaudus* évoqué plus haut, mais encore de celui de *M. montanus* (2**N** = 24) où le **N. F.**, très inférieur à la norme, est de 46 environ, et de *M. socialis* où le **N. F.** atteint 62.

Avec ses 50 chromosomes et son **N. F.** que l'on peut estimer à 54 (en faisant entrer dans le compte le bras court des autosomes **a**), *M. middendorffi* présente donc une formule de type encore primitif.

M. agrestis possède également 50 chromosomes, mais se sépare cytologiquement de tous les autres *Microtus* examinés jusqu'ici par le gigantisme de ses hétérochromosomes. Une espèce américaine, *M. townsendi*, aurait, selon Cross (1931), également 50 chromosomes; mais les observations de cet auteur sont trop sommaires pour autoriser une comparaison.

De *M. arvalis* (2**N** = 46), *M. middendorffi* diffère, non seulement par le nombre diploïde, mais encore par le type du complexe sexuel, l'**Y** étant très petit, presque punctiforme, chez les Campagnols du groupe *arvalis*. Par contre, la morphologie de ses hétérochromosomes fait ressembler *middendorffi* à *M. œconomus*, *M. nivalis*, également aux *Arvicola*.

En somme, les conclusions du cytologiste rejoignent dans une large mesure celles du taxonomiste: *M. middendorffi* a une formule suffisamment originale pour qu'il ne soit pas possible de le rattacher étroitement à l'une ou l'autre des dix-neuf espèces du genre dont la constitution chromosomique est connue. Du point de vue cytologique, cette formule est peu évoluée et caractérisée par un nombre élevé d'acrocentriques, le **N. F.** n'étant que peu supérieur au nombre diploïde, en raison de l'absence de **V** autres que les hétérochromosomes.

RÉSUMÉ ET ZUSAMMENFASSUNG

La morphologie de *Microtus middendorffi* a été étudiée par Zimmermann, la formule chromosomique par Matthey. Les deux analyses conduisent à des conclusions semblables. *M. middendorffi* ne présente aucun signe de parenté avec les espèces paléarctiques mais semble très voisin de *M. abbreviatus* Miller qui habite des îles de la Mer de Bering. Il est même admissible de considérer *M. abbreviatus* comme une sous-espèce de *M. middendorffi*.

Zytologisch betrachtet hat *M. middendorffi* 50 Chromosomen; ein Paar von grossen Autosomen ist **J**-förmig, die andere akrozentrisch. Die Geschlechts-Chromosomen sind fast homomorph und metazentrisch. Diese Merkmal-Kombination ist bei keiner der 19 Arten von Wühlmäusen, deren Chromosomen beschrieben worden sind, bekannt.

SUMMARY

Microtus middendorffi, a vole from the W. Siberian tundra, has no affinities with the « *arvalis*-group », as has been suggested by Russian authors because of resemblances in the molar pattern. Striking morphological similarities between *M. middendorffi* and *M. abbreviatus* from islands in the Bering Sea, suggest a close relationship, but the authors are of the opinion that in *Microtus* taxonomy no changes should be made without cytogenetical evidence for all forms involved.

From the standpoint of comparative cytology, *M. middendorffi* has 50 chromosomes; one pair of large autosomes is J-shaped and the other acrocentric. The sex-chromosomes, almost homomorphous, are V-shaped. Such a combination of characters is unknown among the 19 species of *Microtus* of which the chromosomes have been described.

AUTEURS CITÉS

(par K. Zimmermann)

Anderson, S. 1959. *Distribution, variation and relationships of the montane Vole, Microtus montanus.* Univ. of Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 9.

Bailey, V. 1900. *Revision of American Voles of the genus Microtus.* North. Amer. Fauna, 17.

Ellerman, J. R. 1940-41. *The families and genera of living Rodents.* Trust. Brit. Mus. Nat. Hist., London.

Hall, E. R. and Kelson, K. R. 1959. *The Mammals of North-America.* Ronald Press Comp., New-York.

Matthey, R. 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae).* Chromosoma, 5, 113-138.

Nelson, E. W. 1931. *A new Vole of the subgenus Stenocranius from Alaska.* Journ. Mammal., 12.

Ognev, S. J. 1950. *Les Mammifères de l'U.R.S.S.* Moscou-Leningrad, Vol. 7 (en russe).

Zimmermann, K. 1959. *Über eine Kreuzung von Unterarten der Feldmaus, Microtus arvalis.* Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. und Geogr. der Tiere, 87, .

(par R. Matthey)

Cross, J. C. 1931. *A comparative study of the chromosomes of Rodents.* Journ. Morph., 52, 373-401.

Makino, S. 1950. *Studies on murine chromosomes. VI. Morphology of the sex-chromosomes in two species of Microtus.* Annot. Zool. Jap. 23, 63-68.

Matthey, R. 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae).* R. suisse Zool. 64, 39-71.

Oguma, K. 1937. *Absence of the Y-chromosome in the Vole, Microtus montebelli Edw. with supplementary remarks on the sex-chromosomes of Evotomys and Apodemus.* Cytologia Fujii jub. Vol. 796-808.
